

No d'enregistrement
au C.N.R.S. : A.O. 4190

ARTICLE PRINCIPAL

recouvrant en partie

LA THÈSE DE DOCTORAT
ÈS-SCIENCES NATURELLES

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE PARIS

PAR

Catherine MICHEL

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES

Sujet de la Thèse : Étude histophysiologique de la
trompe d'Annélides Polychètes
appartenant aux genres : *Eulalia*,
Phyllodoce, *Glycera*, *Notomastus*.

Soutenue le 21 Août 1970 devant la commission d'examen :

MM. COUTEAUX
VOVELLE

Mlle BOBIN

M. le Chanoine RULLIER

Président

} *Examineurs*

PARIS

Imprimerie ROBIN & MAREUGE

7, CITÉ DE GÈNES, 7

1970



RÔLE PHYSIOLOGIQUE DE LA TROMPE CHEZ QUATRE ANNÉLIDES POLYCHÊTES APPARTENANT AUX GENRES : *EULALIA*, *PHYLLODOCE*, *GLYCERA* ET *NOTOMASTUS*.

par

Catherine Michel

Laboratoire de Cytologie, Faculté des Sciences de Paris.

Résumé

Un double rôle physiologique de la trompe (sensoriel et digestif), dans la prise de nourriture, a été étudié en fonction du régime alimentaire, chez quatre Annélides Polychètes : trois Errantes, *Eulalia viridis*, *Phyllodoce mucosa* et *Glycera convoluta* et une Sédentaire, *Notomastus latericeus*.

Le rôle sensoriel (chimiotactisme ?) est lié à la présence de cellules neuro-sensorielles bipolaires dans les papilles de la gaine et de l'embouchure de la trompe dévaginée.

Le rôle digestif, démontré expérimentalement pour le pharynx et les masses prépharyngiennes d'*E. viridis*, est dû aux cellules glandulaires séreuses qui sécrètent une trypsine ; des cellules de même type existent dans le pharynx de *P. mucosa* et dans les languettes et le pharynx de *Gl. convoluta*.

Les glandes annexées aux mâchoires de l'embouchure de la trompe de *Gl. convoluta* produisent une sécrétion qui s'est révélée expérimentalement toxique pour les Crustacés (présence de sérotonine et d'enzymes protéolytiques) et comparable à la sécrétion des glandes salivaires des Céphalopodes.

L'étude histologique et l'étude du système nerveux ont permis d'établir l'homologie de « l'introvert » de la trompe de *N. latericeus* et de la gaine de la trompe des Errantes.

Introduction

La forme et la structure du tube digestif des Annélides Polychètes sont diversifiées, il est donc difficile d'en dresser un schéma général. Chez beaucoup d'entre elles, la région antérieure de cet appareil est différenciée en une trompe dont l'anatomie varie selon les familles ; le reste du tube digestif se compose essentiellement d'un intestin qui peut posséder des diverticules glandulaires (Aphroditidae) ou des régions bien tranchées, surtout chez les Sédentaires.

Trois types anatomiques de trompe ont pu être définis (Jeener, 1932) : les Sédentaires fouisseuses ont une trompe évaginable (Arenicolidae, Capitellidae) ; les Sédentaires microphages (Cirratulidae, Terebellidae, Chloraemidae) offrent un diverticule ventral musculaire qui les rapproche des Errantes les plus primitives (Amphinomidae, Eunicidae) ; les autres Errantes ont une trompe cylindrique musculeuse. Fauvel (in Grassé, 1959, p. 42) admet cette classification ainsi que

Dales (1962) qui insiste sur l'opposition entre Errantes à pharynx musculeux broyeur — et peut-être suceur — et Sédentaires fouisseuses qui en sont démunies ; en outre, il évoque brièvement le rôle de la musculature dans les mouvements de la trompe. La bouche banale, percée dans le tégument des Polychètes sans trompe, devient chez celles qui en sont pourvues, un simple orifice d'extrusion de la trompe ; ici, la bouche physiologiquement fonctionnelle et préhensile se situe au sommet de la trompe dévaginée ; cette « embouchure » est donc interne au repos.

Rares sont les études relatives à l'organisation glandulaire de la trompe et au rôle des structures histologiques locales dans la prise de nourriture. D'ailleurs, on admet classiquement (in Grassé, 1959) l'absence de glandes salivaires chez les Polychètes, sauf chez les Syllidae (Malaquin, 1893 ; Haswell, 1921). Toutefois, des auteurs plus récents signalent des formations glandulaires à propos des Phyllodocidae Lopadorhynchinae (Dales, 1955), des Amphinomidae (Marsden, 1963) et des Eunicidae (Biancani et Baffoni, 1965).

L'innervation de la trompe (système nerveux stomatogastrique) a été étudiée chez *Glycera convoluta* (Gravier, 1898 b), *Hermione hystrix* (Bernert, 1926), *Nereis virens* et *Halosydna brevisetosa* (Henry, 1947), *Eunice* (Raw, 1949) et *Arenicola* (Whitear, 1953). Les résultats de ces auteurs ont été résumés dans le traité de Bullock et Horridge (1965).

Si certaines architectures de trompe sont connues, il ne semble pas exister, dans la littérature, de travaux histophysiologiques visant à comparer les structures glandulaires et nerveuses de ces organes en fonction de la prise de nourriture et du régime alimentaire chez diverses espèces.

Pour aborder ce problème, j'ai cherché à établir une comparaison entre une Sédentaire fouisseuse à trompe rudimentaire, *Notomastus latericeus* Sars (Capitellidae) et trois Errantes à trompes cylindriques et régime carnivore ; il s'agit de deux Phyllodocidae, *Eulalia viridis* (Müller) et *Phyllodoce mucosa* Oersted et d'une Glyceridae, *Glycera convoluta* Keferstein.

J'ai, parallèlement, étudié les activités enzymatiques intestinales (surtout chez *Eulalia* et *Glycera*) afin de les opposer ou non à celles de la trompe et de définir le rôle des formations glandulaires dans les différentes régions anatomiques du tube digestif.

OBSERVATIONS ET EXPÉRIMENTATION

I. — PHYLLODOCIDAE : *EULALIA VIRIDIS* et *PHYLLODOCE MUCOSA*

A) Ecologie, régime alimentaire et nutrition expérimentale.

Eulalia viridis vit dans la zone intertidale. Mes échantillons proviennent de la « Roche Rouge » à Saint-Efflam, site analysé par Vovelle (1965) ; le biotope est constitué de rochers couverts d'Hermelles et de Moules. Retière (1968) signale, près de Dinard, des

moulières où les *Eulalia* recherchent moins les roches abritées que moyennement battues. Les Annélides se fauillent dans le feutrage des byssus de Moules comme dans les tubes vides de *Sabellaria* ; elles se lovent dans des coquilles de Moules mortes et sucent avec leur trompe les chairs restantes. *Eulalia* est donc carnivore ; Gravier (1896) attribuait déjà aux Phyllodoceidae un régime carnassier, ajoutant même que certains de ces Vers se mangent entre eux ; Khlebovich (1959)

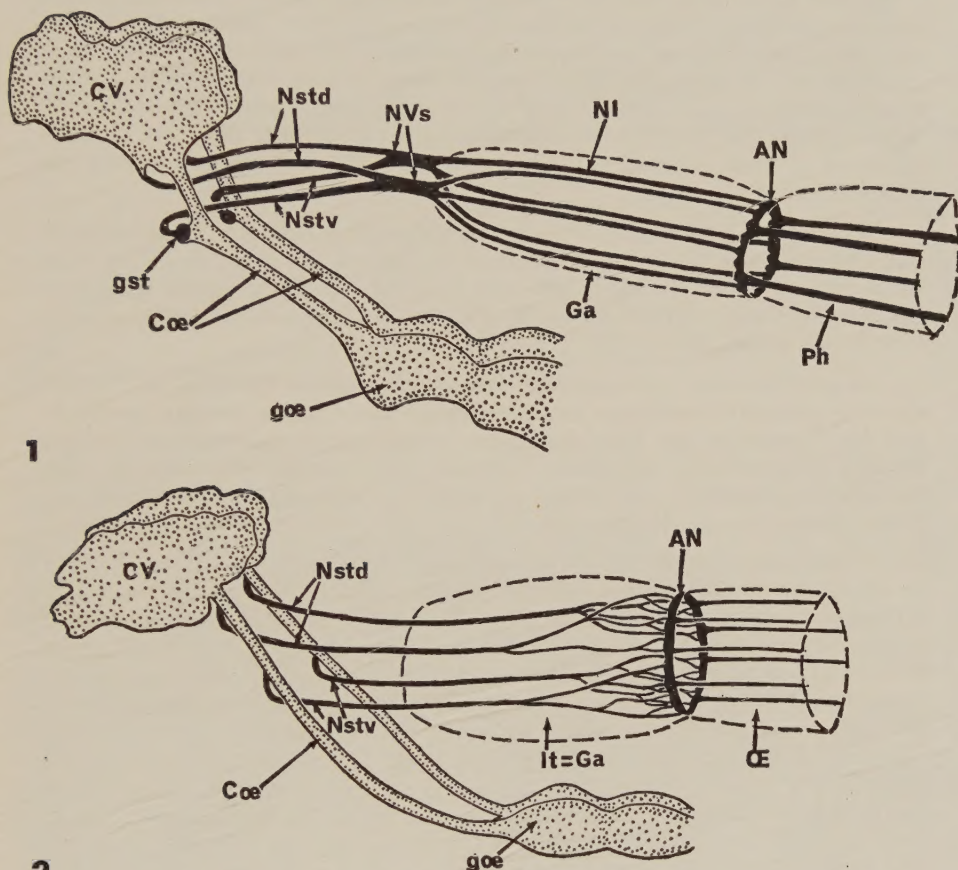


FIG. 1

Schéma du système nerveux stomatogastrique et de ses relations avec le système nerveux central.

1 : *Eulalia viridis* (Phyllodoceidae). 2 : *Notomastus latericeus* (Capitellidae).

AN : anneau nerveux ganglionnaire - Coe : collier périœsophagien - CV - ganglions cérébroïdes - Ga : gaine de la trompe - goe : ganglion sousœsophagien - gst : ganglion stomatogastrique - It=Ga : introvert=gaine - NI : nerf longitudinal - Nstd : nerf stomatogastrique dorsal - Nstv : nerf stomatogastrique ventral - NVs : nerf vestibulaire.

observe, aux îles Kouriles, une Annélide prédatrice *Eteone longa* qui chasse *Spio filicornis* (Müller), le rattrape à la course et l'avale.

Phyllodoce mucosa vit dans le sable de la zone intertidale ; les marins pêcheurs de la Station biologique de Roscoff ont mis au point

la capture de cette Annélide en disposant sur le sable des morceaux de crabes frais : les *Phyllodoce* sortent du sable, se jettent sur la chair du Crustacé qu'elles sucent grâce à leur trompe.

J'ai reproduit au laboratoire les mêmes conditions alimentaires, afin de repérer le rôle joué par les différentes parties de la trompe dans la prise de nourriture.

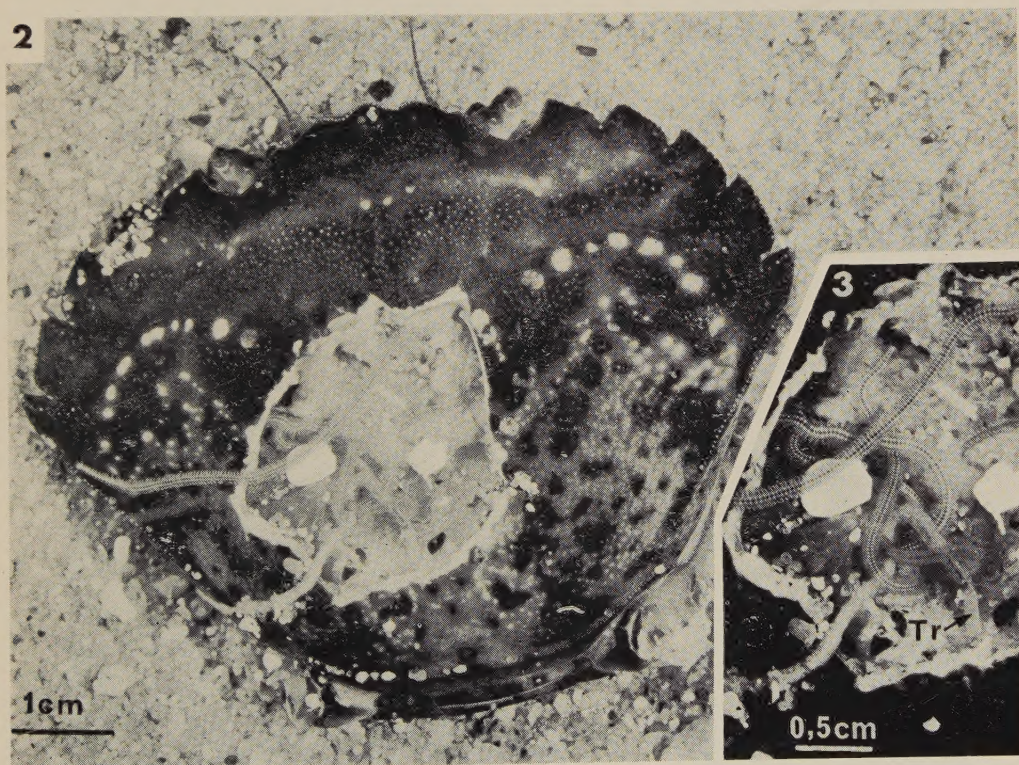
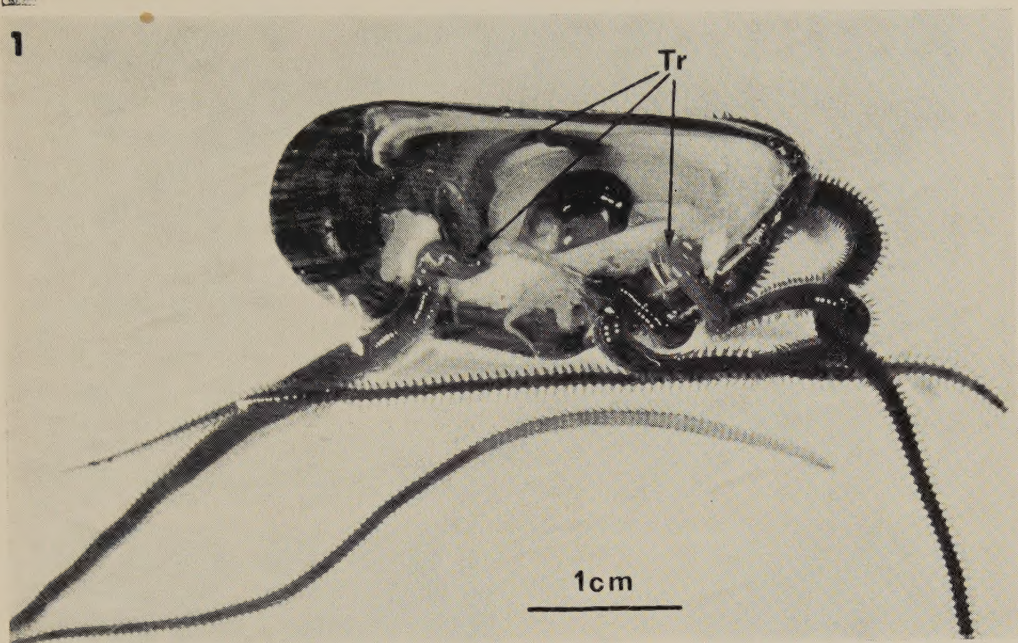
Pour *Eulalia viridis*, une Moule ouverte est placée dans un grand cristallisoir contenant un centimètre d'eau de mer ; on ajoute ensuite une vingtaine de Vers conservés à jeun en aquarium. Après une nage désordonnée de quelques minutes, des *Eulalia* ondulent vers la Moule, trompe rentrée ; au contact des Mollusques, après un court temps de latence, l'organe, projeté en avant, se colle à la chair par son embouchure et y reste attaché pendant toute la durée du repas, environ un quart d'heure (Pl. I, 1).

Pour *Phyllodoce mucosa*, un Crabe blessé à dessein (large entaille dans la carapace dorsale) et amputé des pattes est placé dans un cristallisoir, sur le lit de sable où sont enfouis les Vers. Après quelques minutes, ceux-ci sortent du sable, s'installent dans l'entaille et collent leur trompe aux tissus (Pl. I, 2 et 3).

Il faut préciser qu'avec leur trompe inerte ni *Eulalia*, ni *Phyllodoce* ne peuvent s'attaquer aux Moules ou aux Crabes vivants, protégés par leur coquille ou leur carapace ; elles ne se nourrissent qu'aux dépens d'animaux affaiblis, blessés ou morts récemment. Ces Annélides assument, en outre, un rôle de salubrité, en éliminant les hôtes endommagés du biotope.

Pour comprendre le fonctionnement de la trompe, il faut résumer sa structure et son innervation. L'organe se compose chez les espèces en cause de deux parties principales (Pl. II) : la gaine (Ga) extroversible et le pharynx musculieux (Ph). La gaine au repos est en communication avec l'orifice d'extrusion de la trompe par un repli épithélial que j'ai appelé vestibule (Michel, 1968 b). Le pharynx est relié à l'intestin (I) par un court œsophage plissé ou « ventricule » selon Gravier (1896) (V=œ). L'innervation de la trompe (Fig. 1, 1) (Michel, 1968 b) est assurée par deux paires de nerfs issus du cerveau moyen (Nstd) et du collier périœsophagien (Nstv) qui fusionnent en deux nerfs latéraux du vestibule (NVs). A la jonction vestibule-gaine, ils subissent chacun une division en trois branches donnant les six nerfs longitudinaux (Nl) qui aboutissent à un anneau ganglionnaire (AN) à la jonction du pharynx, d'où partent les nerfs pharyngiens.

Au moment de la prise de nourriture, l'excitation chimiotactile des récepteurs sensoriels du prostomium, des antennes et cirres tentaculaires ou des organes nucaux (Rullier, 1950) attire l'Annélide vers l'appât proposé. Au contact de l'aliment, la trompe sort, grâce à une contraction du corps qui, poussant le liquide coelomique vers la région antérieure, provoque la dévagination de l'organe pauvre en muscles protracteurs. L'influx moteur responsable de cette dévagination provient donc du système nerveux central, après excitation du sens chimique. En effet, la vue n'intervient pas : une coquille de Moule vide, placée dans les conditions décrites, n'entraîne aucune réponse. Un contrôle similaire de l'activité de la trompe est relevé par Copeland et Wieman (1924) pour *Nereis virens*.



CATHERINE MICHEL

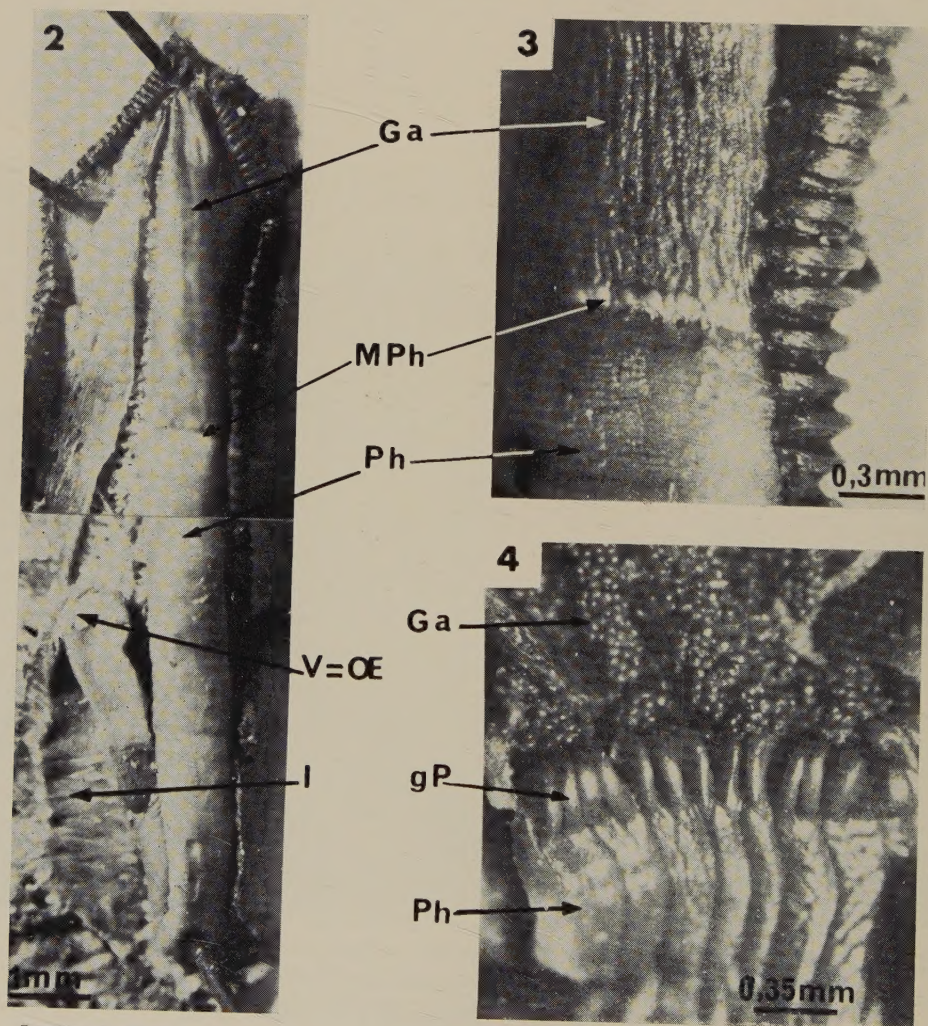
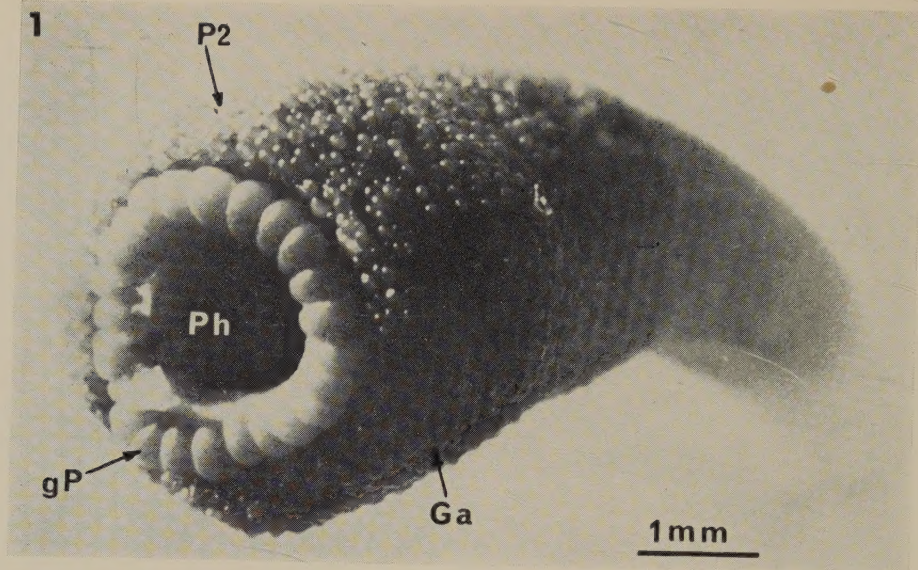
PLANCHE I

Expériences d'alimentation chez les Phyllodociens.

1 : *Eulalia viridis* (Müller); 2 et 3 : *Phyllodoce mucosa* Oersted.

Tr : trompe.

(Les photographies ont été prises en instantané avec deux flashes électriques.)



CATHERINE MICHEL

PLANCHE II

Anatomie de la trompe d'*Eulalia viridis* (Müller).

1 : trompe sortie ; 2 et 3 : dissection, vue céloïmique ; 4 : dissection, vue épithéliale.

Ga : gaine - gP : grosse papille - I : intestin - MPh : masses prépharyngiennes - P : petite papille - Ph : pharynx - V=œ : ventricule=œsophage.

B) Rôle des différentes parties de la trompe et de leurs structures histologiques.

1° Gaine.

Pendant la prise de nourriture, le pharynx est partiellement sorti, enveloppé par sa gaine extroversée (Pl. II, 1 et Pl. III, 1). Ces mouvements sont facilités par les sécrétions muqueuse et mucoprotéique des cellules glandulaires des papilles (P) couvrant la gaine (Michel, 1964). Chez *E. viridis*, il existe surtout deux types de petites papilles de formes très voisines ; chez *P. mucosa*, la région de la gaine proche du vestibule porte des papilles individualisées (P) tandis qu'à proximité du pharynx se trouvent six bourrelets papilleux (BP) longitudinaux. En tous cas, papilles et bourrelets sont riches en glandes muqueuses et en cellules sensorielles bipolaires. Ces dernières, semblables aux éléments sensoriels du prostomium et des appendices céphaliques, sont associées en corpuscules dans les petites papilles d'*Eulalia* et de *Phyllodoce* et dispersées dans les bourrelets papilleux ; leur processus distal se termine en une cupule d'où jaillit une touffe de « poils » ou « cils » sensoriels qui traversent la cuticule amincie (Michel, 1964) et leur processus central entre en relation avec les nerfs longitudinaux de la gaine, grâce à un plexus sous-épithélial et à des neurones d'association (Michel, 1966 b). Le rôle de ces cellules, supposé chimiotactile, n'a pu être démontré.

La gaine reste éversée pendant toute la durée du repas et son rôle semble restreint dans la digestion proprement dite car aucune enzyme digestive n'y fut décelée.

2° Jonction gaine-pharynx ou bouche physiologique (Pl. II et Pl. III, 1).

Lorsque la trompe est sortie, cette région constitue la bouche proprement dite par laquelle s'effectue la prise de nourriture.

Elle est caractérisée, sur la surface épithéliale, par la présence d'une couronne de grosses papilles (gP) et, du côté coelomique, par les masses prépharyngiennes (MPH) qui font saillie dans la cavité et sont en relation avec l'anneau nerveux. Ces masses sont particulièrement individualisées chez *Eulalia*.

a) Les grosses papilles (Pl. II, 1 et 4 et Pl. III, 1).

Au moment de la prise de nourriture, quand la trompe est totalement évaginée, la couronne de grosses papilles s'applique contre le morceau de chair. Elle y adhère durant tout le repas, grâce à l'abondante sécrétion des cellules à mucopolysaccharides acides, développées surtout à la face externe des grosses papilles. Les cellules neurosensorielles, nombreuses entre les glandes muqueuses, sont probablement excitées, soit par simple pression, soit par chimiotactisme. Par leurs processus centraux, elles sont en rapport avec l'anneau ganglionnaire d'où partent les nerfs pharyngiens qui assurent l'innervation de la musculature et de l'épithélium pharyngien.

Aux fonctions adhésives et sensorielles des grosses papilles, s'ajoute (Michel, 1968 a) une forte activité protéolytique liée aux cellules séreuses qui tapissent la face interne des papilles dans le prolongement des bourrelets épithéliaux pharyngiens.

b) Les masses prépharyngiennes (Pl. II, 2 et 3).

Situées à la base des grosses papilles, sous l'épithélium de la gaine, les masses prépharyngiennes se composent, chez *E. viridis*, en partie

de cellules séreuses piriformes qui sécrètent des enzymes protéolytiques émises à la périphérie des grosses papilles à travers la cuticule (Michel, 1966 a, 1968 a et 1970) et de neurones unipolaires en relation avec l'anneau nerveux de l'embouchure de la trompe auquel elles confèrent une valeur ganglionnaire.

Chez *P. mucosa*, les masses prépharyngiennes sont infimes et réduites uniquement à la partie nerveuse.

3° Pharynx.

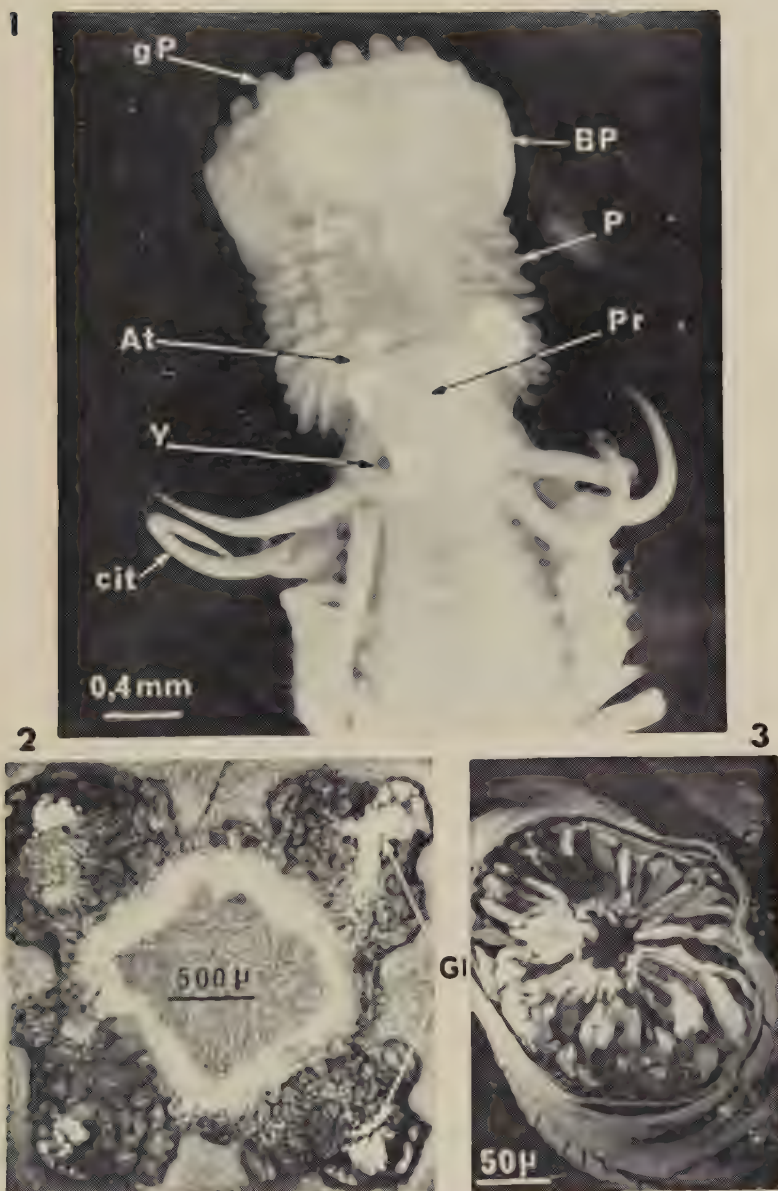
Un cylindre musculaire épais, assez rigide, composé de fibres circulaires, obliques et radiaires, forme un manchon autour de l'épithélium glandulaire. Lorsque les grosses papilles sont collées à la proie, les ondes de contraction qui parcourent le manchon déterminent l'aspiration des aliments à travers le pharynx, celui-ci fonctionnant comme une trompe à vide. Ce rôle de succion et d'aspiration, joué par le cylindre musculaire pharyngien, a déjà été envisagé par Marsden (1963) chez les Amphinomidae et par Westheide (1967) chez les Hesionidae ; il est doublé d'une fonction de broyage signalée par Dales (1962).

En même temps, le pharynx joue le rôle d'une glande salivaire et digestive grâce à son épithélium glandulaire qui comprend deux types de cellules, décrites chez *E. viridis* (Michel, 1966 a, 1968 a, 1969 b). Les cellules granuleuses muqueuses sécrètent un mucopolysaccharide protecteur, impliqué sans doute aussi dans la reconstitution de la cuticule. Les cellules séreuses élaborent une sécrétion protéolytique de type trypsique. L'émission de ces deux produits s'opère au travers de la cuticule formée de collagène, grâce à un système de microvillosités révélées par la microscopie électronique ; on observe, en effet, après une prise expérimentale de nourriture, le vidage partiel des cellules séreuses dont le mode d'excrétion est du type mérocrine. Le renouvellement du stock de grains zymogènes de ces cellules est révélé, sur photos électroniques, par la dilatation et la transformation des vésicules golgiennes ; ce fait correspond aux résultats de Caro (1961) et de Van Heynigen (1964), à propos des acinus pancréatiques de Mammifères.

Les sécrétions trypsiques des masses prépharyngiennes et du pharynx sont en accord avec le régime alimentaire carné de ces Annélides et assurent, au passage dans le pharynx, un début de digestion des aliments. Le pharynx de *P. mucosa* présente les mêmes types cellulaires que chez *Eulalia* et des caractères structuraux et histochimiques qui supposent un même rôle physiologique. Le pharynx communique avec l'intestin par un court œsophage ou ventricule à paroi mince, plissée, à musculature discrète, formant la dernière partie de la trompe.

4° Intestin.

La digestion fondamentale des aliments s'opère dans l'intestin où se rencontrent des enzymes protéolytiques, amylolytiques et lipolytiques qui parachèvent l'attaque des aliments amorcée au niveau du pharynx. La part essentielle est dévolue aux enzymes protéolytiques sécrétées par des cellules de deux types à grains zymogènes, déjà décrites chez *Eulalia* (Michel 1969 a) et qui sont semblables chez *P. mucosa*. J'ai pu montrer (Michel, 1970) le rôle de ces cellules dans la digestion des matières protéiques.



CATHERINE MICHEL

PLANCHE III

1 : anatomie de la trompe sortie et de la région antérieure du corps de *Phyllo-doce mucosa* Oersted.

2 et 3 : histochimie des glandes à venin de *Glycera convoluta* Keferstein. 2 : mise en évidence de l'activité protéolytique des glandes, méthode de Adams et Tuquan, coupe transversale au cryotome de tissus frais, pH 7,6. 3 : fluorescence d'une glande à venin en coupe transversale, formol salé.

At : antenne - BP : bourrelet papilleux - cit : cirre tentaculaire - Gl : glande à venin - gP : grosse papille - P : petite papille - Pr : prostomium - Y : yeux.

Chez *E. viridis*, des dosages biochimiques comparés sur le pharynx et l'intestin ont permis de caractériser les enzymes protéolytiques. L'enzyme pharyngienne est exclusivement trypsique, tandis que le suc digestif intestinal contient à la fois trypsine et chymotrypsine.

La digestion peut se poursuivre sur toute la longueur de l'intestin, des cellules glandulaires séreuses existant jusqu'au rectum. Après cette digestion et l'absorption qui s'opère dans l'intestin, les fèces sont rejetées par un anus dorsal subterminal.

II. — GLYCERIDAE : *GLYCERA CONVOLUTA*

A) Ecologie, régime alimentaire.

Cette Annélide errante vit enfouie dans les sables grossiers à forte teneur en graviers de la zone intertidale (Retière, 1968 a). Du point de vue anatomique, sa trompe appartient au même type que celle d'*E. viridis* et de *P. mucosa* ; elle comporte la gaine, le pharynx et le ventricule ou œsophage mais, ici, la jonction gaine-pharynx, ou bouche physiologique, se caractérise par la présence de quatre mâchoires et de glandes annexes en rapport avec un mode différent de prise de nourriture.

En effet, dès 1861, Schmarda considère la Glycère comme un Polychète prédateur, saisissant ses proies grâce à ses mâchoires et le tuant par la sécrétion des glandes annexes. Ehlers (1864-68), puis Gravier (1898 a) partagent cette opinion ainsi que Brand (1927) et Yonge (1954) qui trouvent des restes de Crustacés dans le tube digestif de *Glycera siphonostoma*. Par contre, Stolte (1932), Hartmann (1950) puis Klawe et Dickie (1957) considèrent *G. dibranchiata* comme un mangeur de détritus qui régurgite ses excréments par la bouche. J'ai observé la présence fréquente de fragments de carapace d'*Apseudes latreillei* dans le tube digestif de *G. convoluta*. Cette constatation me fut confirmée par Retière (communication orale et 1967) qui classe *Glycera* dans les prédateurs s'attaquant aux jeunes de *Nerine cirratulus*, aux Amphipodes (*Haustorius arenarius*, *Bathyporeia pelagica*). Bellan (communication orale) me fit part d'une observation réalisée en plongée sous-marine, à faible profondeur, par Picard : des Glycères sortent leur trompe du sable pour capturer au passage de petits Amphipodes. Elles saisissent la proie grâce aux mâchoires projetées en avant et se refermant comme une pince.

Comme chez *Eulalia*, une contraction de la musculature générale provoque, par pression accrue du liquide coelomique dans la partie antérieure de l'animal, la dévagination de la trompe. Les mouvements propres des mâchoires sont dus aux muscles insérés à l'intérieur de la gouttière creusée dans le crochet de la mâchoire et sur l'ailette latérale (Michel, 1966 c). Cette musculature enrobe en même temps les glandes annexes et prend appui sur le cylindre pharyngien musculueux.

La projection de la trompe, mise à part l'alimentation, répond à un réflexe de défense, par exemple lorsqu'on saisit le Ver. Selon Wells (1937), les mouvements de la trompe dépendent du système nerveux central qui inhibe ou provoque la dévagination mais ils seraient coordonnés par l'action des ganglions pharyngiens : j'ai

observé que la suppression expérimentale du prostomium où se trouve le centre stomatogastrique (Manaranche, 1966) ne stoppe pas certaines réponses à des stimulus mécaniques et, notamment, le réflexe défensif. Le système nerveux de la trompe semble donc capable d'une autonomie relative. La liaison entre le centre prostomial et le système stomatogastrique est assurée par cinq paires de nerfs originaires du collier périœsophagien (même auteur) qui se réunissent, à la naissance de la trompe, en un anneau d'où partent les 18 nerfs longitudinaux (Gravier, 1898 b) de la gaine ; ceux-ci rejoignent à leur tour un anneau ganglionnaire de l'embouchure, comparable à celui décrit chez *Eulalia* et d'où partent les quatre nerfs pharyngiens sur lesquels se trouvent également des « ganglions de renforcement » (Wells, 1937).

B) Rôle des différentes parties de la trompe et de leurs structures histologiques (Fig. 2).

1° Gaine.

Elle est couverte de petites papilles, non glandulaires, qui contiennent chacune un corpuscule sensoriel formé de trois à quatre cellules bipolaires semblables à celles décrites chez *E. viridis*.

2° Jonction gaine-pharynx ou bouche.

a) Organe sensoriel du sommet de la trompe (Os)

Il est constitué par quatre bourrelets tissulaires, riches en cellules neurosensorielles alternant avec les quatre mâchoires (Ma). Ces bourrelets sont, pour les trompes en extension armées de mâchoires terminales (par exemple *Goniada maculata*, *Nereis virens*), homologues du point de vue sensoriel des papilles terminales des trompes inermes. Stolte (1932) rapporte que l'excitation mécanique des bourrelets entraîne l'écartement des mâchoires.

b) Mâchoires

Mobiles et entourées de lèvres glandulaires, elles sont formées chacune d'un crochet sur la base duquel s'articule une ailette latérale. Le crochet est parcouru par le canal excréteur de la glande annexe. Du point de vue biochimique, ces mâchoires ne paraissent pas être de nature chitineuse car elles sont entièrement solubilisées par la soude caustique 0,5 N à 100° (Desière, communication orale), ce qui les rapproche des pièces buccales de *Perinereis cultrifera* (Nereidae) et de *Sthenelais boa* (Aphroditidae), Desière et Jeuniaux, 1968).

c) Glandes à venin

J'ai montré (Michel, 1966 c) le rôle venimeux de la sécrétion des glandes annexées aux mâchoires ; des expériences plus récentes permettent de confirmer cette action.

1) Effets sur les Crustacés.

Carcinus maenas : une injection intramusculaire de broyat dans l'eau de mer de glandes à venin de *G. convoluta* pratiquée dans la patte postérieure droite (articulation merus-carpus) en direction du corps, entraîne, après une phase très courte d'excitation et de tremblement, la perte rapide des différents réflexes décrits chez les Crustacés (Waterman, 1961) : abaissement des pédoncules oculaires, fermeture des pinces, fuite. Ensuite, apparaît une paralysie généralisée suivie de

la mort du Crabe dans un délai plus ou moins long selon la concentration du broyat. Des témoins injectés avec de l'eau de mer normale ne présentent aucun trouble. Ainsi l'injection d'un broyat de quatre glandes (soit l'équipement d'une Glycère) à un Crabe femelle de 49 g suffit à entraîner immédiatement une contracture des pattes du côté opposé et la perte passagère des réflexes des pédoncules oculaires des pinces. Cette dose n'est pas mortelle et le Crabe recouvre ses réactions normales au bout de quinze minutes. Par contre, l'injection d'un broyat de huit glandes venimeuses à un Crabe de même poids provoque la mort en une demi-heure.

Leander serratus (Crevette rose) : l'injection du broyat (quatre glandes dans 0,2 cm³ d'eau de mer) dans les muscles dorsaux de l'abdomen provoque un réflexe de fuite par contraction abdominale, puis l'arrêt de ces mouvements ; la Crevette reste immobile sur le dos

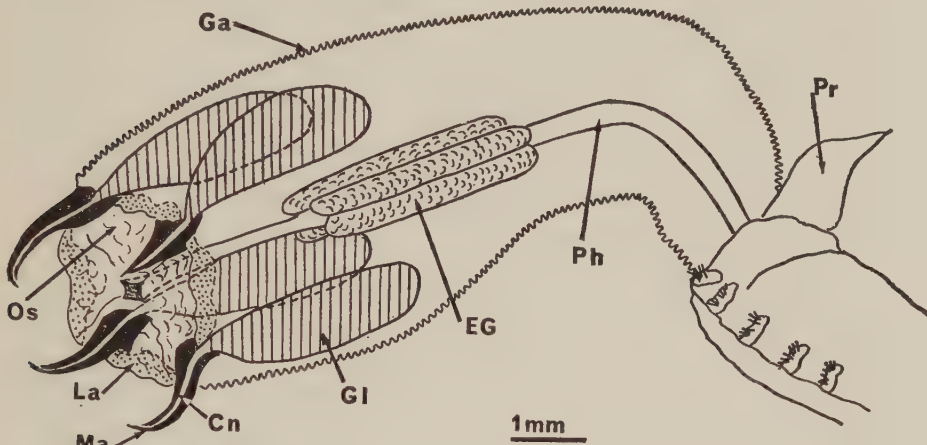


FIG. 2

Schéma de l'organisation glandulaire de la trompe de *Glycera convoluta* (Glyceridae).

(Les formations musculaires et nerveuses ne sont pas représentées.)

CN : canal excréteur de la glande - EG : épithélium glandulaire - Ga : gaine de la trompe - Gl : glande à venin - La : languette - Ma : mâchoire - Os : organe du sommet de la trompe - Ph : pharynx - Pr : prostomium.

sans réflexes et la mort s'ensuit. Les témoins ne présentent aucun trouble.

Apsudes latreillei (Tanaïdacé, Anisopode) : les Crustacés sont placés sur une lame de verre creuse, dans une goutte d'eau de mer ; si l'extrait de glandes (même concentré) est ajouté au liquide, il reste sans effet sur un animal intact ; mais si l'on pratique deux petites entailles dans la carapace céphalothoracique, une paralysie progressive atteint les pattes thoraciques et les pinces, agitées de mouvements désordonnés. La mort du Crustacé survient alors, tandis que les témoins soumis à la même blessure et gardés dans l'eau de mer banale peuvent vivre encore longtemps. Pour être actif, le venin doit donc être injecté à la proie par une morsure des mâchoires.

Cœur de *Daphnia magna* : l'extrait de glandes ajouté au liquide environnant la Daphnie est sans effet, aussi des expériences ont-elles été réalisées sur des cœurs de Daphnies battant en milieu artificiel

selon la méthode de Lévy (1927 a et b). La Daphnie est disposée sur une lame creuse, dans une goutte de Ringer approprié ; deux excisions de la carapace dorsale mettent la chambre péricardique en relation avec le milieu ambiant ; le cœur peut battre ainsi, à son rythme propre, pendant plusieurs heures. Il se compose d'une seule poche ventriculaire percée de deux boutonnières permettant l'accès du sang veineux (Hérouard, 1905) ; la paroi est formée uniquement de cellules musculaires fusiformes, orientées autour d'un axe dorso-ventral (Claus, 1875).

Des extraits relativement concentrés de broyat de glandes (de 0,01 ml à 0,001 ml d'un broyat obtenu à partir de 12 glandes dans 1 ml de Ringer), ajoutés au liquide baignant la Daphnie, provoquent un brusque arrêt du cœur en diastole, suivi de concentrations asynchrones des fibres musculaires cardiaques.

A de faibles concentrations (de 0,01 ml d'un broyat de huit glandes dans 1 ml de Ringer, à 0,001 ml d'un broyat d'une glande dans 0,2 ml de Ringer), on obtient une accélération des battements du cœur dont le rythme peut passer de 12 à 30 battements en 10 secondes, suivie d'un ralentissement et d'à-coups puis d'un arrêt définitif. Ces effets sont irréversibles ; même si l'on porte la Daphnie dans du liquide de Ringer pur, aucune amélioration n'est obtenue. Je n'ai pu encore déterminer si la substance toxique agit directement sur des cellules musculaires ou sur les éléments nerveux qui les commandent.

2) Effets sur les Mammifères.

Klawe et Dickie (1957) rapportent des cas de piqûres accidentelles, suivies d'enflure, faites aux mains par des mâchoires de *G. dibranchiata* (variété américaine plus grande que *G. convoluta*). Ces auteurs se demandent si l'enflure est provoquée par un venin, une allergie ou une infection secondaire. A la suite de cette observation, Halstead (1965) classe délibérément la Glycère parmi les Invertébrés marins venimeux. A mon tour, j'ai essayé d'étudier expérimentalement les effets du venin sur les Mammifères.

La morsure accidentelle par des mâchoires de *G. convoluta* sur la main de l'homme cause un petit bouton rapidement guéri. Par contre, une injection sous-cutanée (0,6 cm³ d'un broyat de 20 glandes dans 0,8 cm³ de sérum physiologique) dans la cuisse droite d'une Souris mâle adulte de 30 g, entraîne immédiatement un gonflement local puis de tout l'arrière-train, accompagné d'une accélération de la respiration et du rythme cardiaque avec élévation de température. Ces différents troubles persistent pendant environ 24 heures ; l'enflure a disparu au bout de trois jours. On peut se demander si les effets observés sont dus à l'action du venin ou à une réaction immunologique liée à l'injection de protéines étrangères.

3) Composition de la sécrétion glandulaire (Pl. III).

Cette étude n'est pas terminée mais quelques résultats méritent déjà d'être retenus. L'observation d'une fluorescence jaune intense en lumière ultraviolette sur coupes fixées à la formaldéhyde permet, en l'absence de pigments, de supposer la présence de sérotonine (Lison, 1960) dans la sécrétion venimeuse de *G. convoluta* (Pl. III, 3). La mise en évidence de composés indoliques (Michel, 1966 c) pourrait être liée soit à la localisation de sérotonine, soit à celle de protéines, substrats d'enzymes protéolytiques (Michel, 1968 a) (Pl. III, 2). Dans les glandes,

les types de cellules à contenu granuleux se ressemblent et n'autorisent pas, pour l'instant, à situer ces produits. Les essais d'identification biochimique de l'enzyme protéolytique ne sont pas probants : bien que le pH glandulaire soit voisin de la neutralité, les tests de la trypsine et de la chymotrypsine se sont révélés négatifs ; il doit donc s'agir d'une autre enzyme de même ordre mais pas forcément digestive, l'hyaluronidase peut-être.

Les effets du venin sur les Crustacés, comme la composition chimique de la sécrétion, offrent des analogies avec les faits relatés à propos des glandes salivaires de Céphalopodes. Erspamer et Ghiretti (1951), puis Bacq, Fischer et Ghiretti (1951) attribuent à la sérotonine l'effet inotropique et chronotropique observé sur le cœur des Mollusques. Mais la sérotonine seule, isolée ensuite par Erspamer et Asero (1953), à partir des glandes salivaires d'*Octopus* ne suffit pas à tuer les Crabes. Ghiretti (1959, 1960) isole une nouvelle substance, la céphalotoxine, qui serait responsable vis-à-vis des Crabes d'un accroissement temporaire du tonus cardiaque, suivi d'un arrêt rapide en diastole. Selon Halstead (1965), les diverses amines, tyramine, octopamine, sérotonine, contenues dans le venin causent chez le Crabe une excitation temporaire consécutive à l'injection mais ne peuvent entraîner la paralysie qui serait due plutôt à une enzyme protéolytique toxique qui serait la céphalotoxine de Ghiretti. D'autre part, Cooke (1966) montre que la sérotonine entraîne un accroissement de la fréquence et de l'amplitude des battements cardiaques chez *Homarus americanus*, effet dû à une action intermédiaire sur le ganglion cardiaque.

L'ensemble de ces notions permet de conclure au rôle venimeux et neurotoxique de la sécrétion des glandes annexées aux mâchoires de *Q. convoluta*, rôle dû, en partie, à la présence de sérotonine et d'enzymes protéolytiques non déterminées. Par ses crochets, l'Annélide peut injecter son venin aux Crustacés passant à sa portée, ainsi paralysés avant d'être ingérés grâce au retrait de la trompe.

d) *Languettes du sommet de la trompe* (La)

Alternant avec les glandes à venin, elles prennent appui sur l'anneau nerveux de l'embouchure de la trompe et pendent dans la cavité coelomique. Ces languettes (Michel, 1969 c), homologues des masses prépharyngiennes d'*E. viridis*, sont neuroglandulaires : des neurones unipolaires, en relation par leur axone avec l'anneau nerveux, confèrent aux languettes une valeur ganglionnaire, tandis que les cellules glandulaires sécrétant une enzyme protéolytique, ont une fonction digestive. L'émission de l'enzyme doit se faire à travers la cuticule de l'épithélium au moment où la proie est ingérée dans le pharynx.

3° Pharynx.

Comme chez *Eulalia* et *Phyllodoce*, le pharynx exerce un rôle de broyage (manchon musculaire) et un rôle salivaire et digestif grâce aux quatre bourrelets glandulaires (EG). Bien que limités à une portion du pharynx, ces bourrelets ont un équipement cellulaire en tous points semblable à l'épithélium pharyngien d'*Eulalia* : alternance de cellules à granulations muqueuses et de cellules séreuses émettant une enzyme protéolytique. Par comparaison avec *Eulalia*, on peut admettre une excrétion des produits glandulaires au travers de la cuticule, l'enzyme

protéolytique étant active seulement dans la lumière pharyngienne (Michel, 1968 a). L'enzyme n'a pu être définie biochimiquement, la zone glandulaire étant malaisée à isoler ; son pH d'action porte à croire qu'il s'agit d'une trypsine, comme chez *E. viridis*.

La partie postérieure du pharynx, non glandulaire, de même que le ventricule ou œsophage qui lui fait suite, sont tapissés d'un épithélium banal, couvert d'une cuticule. Le ventricule a une paroi musculuse plus développée que chez *Eulalia* ; c'est un simple vecteur entre pharynx et intestin.

4° Intestin.

Comme chez *E. viridis*, l'intestin est le lieu privilégié de la digestion grâce à l'élaboration d'enzymes lipolytiques, amylolytiques et protéolytiques (Michel, 1969 a). L'enzyme protéolytique, presque exclusivement tryptique, est sécrétée par des cellules à grains zymogènes correspondant à l'un des deux types cellulaires présents chez *Eulalia*. L'intestin se termine par un court rectum qui s'ouvre par un anus dorsal subterminal.

III. — CAPITELLIDAE : *NOTOMASTUS LATERICEUS*

La trompe de *N. latericeus* appartient à un type anatomique différent des précédents, adapté à un régime alimentaire particulier.

A) Ecologie et régime alimentaire.

Sédentaire non tubicole, *N. latericeus* a une certaine mobilité dans les sables où il gîte. A Roscoff, son habitat préférentiel est situé à environ 5 cm de profondeur dans un sable gris sombre, mal oxygéné, riche en détritiques organiques mais pauvre en faune interstitielle.

Notomastus, comme *Arenicola marina* (Kermack, 1955 ; Hobson, 1967), avale du sable non trié qui comporte, avec les grains de silice, des tests vides de Foraminifères, des spicules d'Eponges et des piquants d'Echinodermes. Les éléments vivants mêlés au sable sont un grand nombre de Diatomées d'espèces variées et des micro-organismes végétaux (interprétés comme tels par Meadows et Anderson, 1968), collés aux grains. En plus de ce contenu sableux, la région antérieure du tube digestif renferme des détritiques organiques en décomposition. On peut se demander quelle est, dans ce bol alimentaire, la nourriture réelle de *Notomastus*. Les Diatomées et autres micro-organismes végétaux de la microflore demeurent aussi nombreux et indemnes tout au long du tube digestif et ne paraissent pas dégradés. En même temps, les grains de sable qui, au début du tube digestif, sont couverts de débris organiques brunâtres, apparaissent nettoyés à l'extrémité postérieure de l'intestin. *Notomastus* pourrait être classé parmi les détritivores, détritiques signifiant matériaux d'origine vivante en décomposition (Mare, 1942). Brand (1927) puis Yonge (1954) expriment la même opinion pour la Capitellidé *Dasybranchus caducus* ; cependant Wilson (1933) nourrit les jeunes *Notomastus*, récemment métamorphosés, avec des Diatomées.

L'ingestion du sable se fait grâce aux mouvements fréquents de projection et de rentrée de la trompe globuleuse (Fig. 3, 1), la sortie

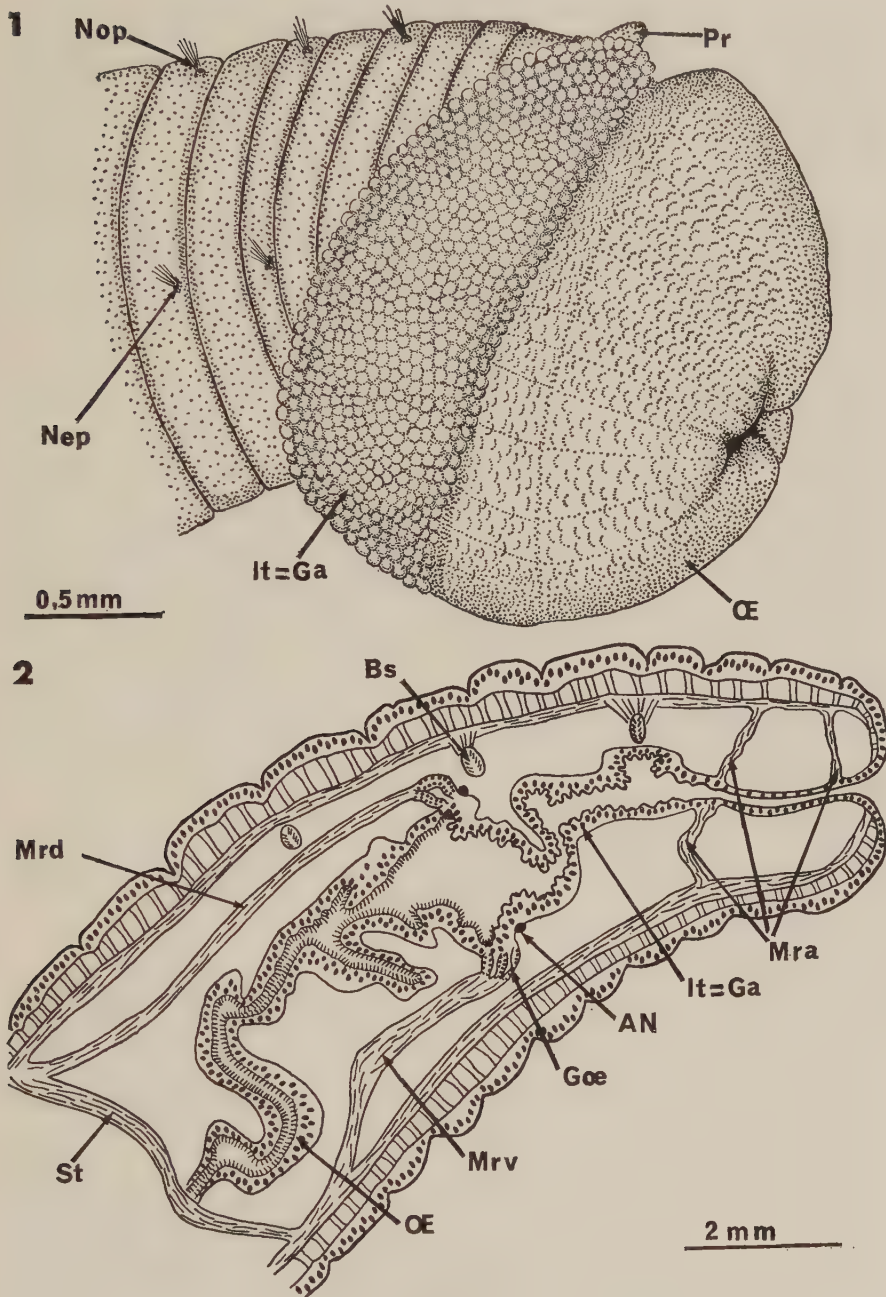


FIG. 3

Trompe de *Notomastus latericeus* (Capitellidae).

1 : vue externe trompe sortie ; 2 : coupe parasagittale schématique de la trompe rentrée.

AN : anneau nerveux - Bs : bulbe sétigère - Goe : glandes œsophagiennes - It=Ga : introvert=gaine - Mra : muscles rétracteurs accessoires - Mrd : muscle rétracteur dorsal - Mrv : muscles rétracteur ventral - Nep : rame neuropodiale - Nop : rame notopodiale - OE : œsophage - Pr : prostomium - St : 1^{er} septum thoracique.

étant due, comme dans les cas précédents, à une élévation de pression du liquide coelomique. Cette trompe, décrite par Eisig (1887), se compose de l'introvert (It) (ainsi nommé par Wilson, 1933) garni d'un épithélium papilleux couvert de cuticule et de la partie antérieure de l'œsophage cilié (OE). Je montrerai que l'introvert est l'homologue de la gaine de la trompe des Errantes.

L'innervation de l'organe est assurée par deux paires de nerfs stomatogastriques (Fig. 1, 2), une dorsale (Nstd) et une ventrale (Nstv), provenant toutes deux des branches du collier périœsophagien. Ces quatre nerfs se ramifient dans la paroi de l'introvert en un riche plexus avant de se lier à la jonction gaine-œsophage, à un anneau ganglionnaire (AN), d'où partent les nerfs œsophagiens.

B) Rôle des différentes parties de la trompe et de leurs structures histologiques.

1° Gaine (= introvert).

Dérivant embryologiquement de l'ectoderme (Eisig, 1898), la gaine est une invagination du tégument général, composée d'un épithélium avec cuticule, mais garni de papilles différenciées ; elle constitue un stomodeum évaginable. Chaque papille possède un corpuscule central, groupement de cellules neurosensorielles (Michel, 1967 b) semblables aux éléments de même ordre dispersés dans le tégument externe ; ces cellules ont une structure semblable à celles des papilles de la gaine d'*E. viridis* et de *G. convoluta*. Au corpuscule ainsi défini sont associées des cellules à mucopolysaccharides acides qui se déversent chacune par un pore cuticulaire. Les cellules épithéliales banales contiennent fréquemment des inclusions pigmentaires chromolipoidiques.

L'origine ectodermique, l'organisation neurosensorielle en papilles et la présence de glandes muqueuses font de l'introvert de la trompe de *Notomastus* l'homologue de la gaine des trois Annélides Errantes étudiées.

2° Jonction gaine-œsophage.

Elle se caractérise par la présence d'un anneau nerveux ganglionnaire (AN, Fig. 1, 2), homologue du ganglion de la trompe d'*Arenicola marina* (Whitear, 1953), analogue sinon similaire de l'anneau décrit chez *E. viridis*. Presque au niveau de cet anneau se situent les glandes œsophagiennes (Fig. 3, 2, Goe) (Michel, 1967 a), massifs individualisés à l'extrémité des ramifications des deux paires de muscles rétracteurs principaux de la trompe, sous l'épithélium œsophagien et au contact de la gaine. Ces glandes élaborent un mucolipide abondant qui filtre entre les cellules œsophagiennes selon le processus mentionné par Sutton (1957) dans le tube digestif des Térébellidés. Cette sécrétion émise à la jonction gaine-œsophage sert à agglutiner les grains de sable du bol alimentaire et assure leur glissement vers l'arrière, en même temps que la protection de l'épithélium.

3° Œsophage (OE).

Sa portion antérieure se dévagine partiellement, en même temps que la gaine, lors de l'extrusion de la trompe ; il occupe au repos toute la longueur des segments thoraciques. L'épithélium est constitué en majeure partie de cellules ciliées entre lesquelles sont parsemés des

éléments caliciformes à mucopolysaccharides acides. Le mucus protège la fragile paroi du contact du sable. L'usure de l'épithélium causée par le frottement est compensée par un renouvellement cellulaire dont témoignent les nombreuses mitoses présentes également dans la gaine. Les figures mitotiques sont toujours situées à l'apex de l'épithélium avec un plan de division perpendiculaire à la surface ; ainsi l'avait constaté Brasil (1904) dans les tubes digestifs d'Arénicoles et de Pectinaires.

La trompe ne semble pas jouer de rôle proprement digestif. Elle n'offre en effet nulle part de cellules séreuses susceptibles de sécréter des enzymes protéolytiques. La recherche des lipases s'est révélée négative et celle des amylases, douteuse, la méthode utilisée n'ayant pas une sensibilité suffisante pour l'étude d'un matériel si petit. Les glandes œsophagiennes évoquent les « glandes salivaires » probablement muqueuses décrites par Biancani et Baffoni (1965), chez les Euniciens. Les spécialisations histologiques de la trompe sont axées sur une adaptation à la vie fouisseuse et à l'utilisation d'aliments liés au sable.

4° Intestin.

Peu de données nouvelles sont à ajouter aux descriptions de l'intestin (principal et accessoire) d'Eisig (1887). Les cellules séreuses à sécrétion protéolytique font défaut ; la recherche des amylases n'est pas concluante ; seules, des enzymes lipolytiques ont pu jusqu'à présent être révélées.

L'équipement enzymatique très pauvre de la trompe, de l'œsophage et de l'intestin s'accorde avec la consommation d'une nourriture à base principalement de détritrus.

DISCUSSION

En dehors d'une activité motrice de creusement, signalée pour la trompe des Glycères (Stolte, 1927 ; Klawe et Dickie, 1957) et de fouissement (*Notomastus*), chez les quatre Annélides étudiées, cet organe assure dans la prise de nourriture des fonctions sensorielles et glandulaires.

• Le rôle sensoriel est dû, chez les Errantes comme chez les Sédentaires, à l'existence des nombreuses cellules neurosensorielles bipolaires des papilles. En dehors des espèces étudiées ci-dessus, la présence de cellules semblables a été signalée dans les petites et grosses papilles de *Nephtys*, les petites papilles et coussinets terminaux de *Goniada maculata* (Wallengren, 1901 ; Retzius, 1902) et dans les papilles du stomodeum évaginable d'*Arenicola* (Whitear, 1953). La couronne de grosses papilles ornant l'embouchure de la trompe dévaginée chez *Eulalia viridis* et *Phyllodoce mucosa* ne constitue pas une disposition spéciale aux seules Phyllodocidae ; on la retrouve assez fréquemment chez les Polychètes Errantes : *Aphrodite aculeata* (Fordham, 1926), *Pisionides indica* (Aiyar et Alikunhi, 1940), *Hesionides* Friedrich (Westheide, 1967), *Syllis hyalina* (Malaquin, 1893), *Glycinde nordmanni* (Hubendick, 1952). Tout aussi générale et liée à

la fonction sensorielle des papilles est la présence d'un ou plusieurs ganglions nerveux souvent réunis en anneaux au niveau de la jonction gaine-pharynx. Ces formations ganglionnaires constituent le centre du système nerveux stomatogastrique et donnent à celui-ci une certaine autonomie par rapport aux ganglions cérébroïdes.

- En plus de la fonction sensorielle, les papilles possèdent fréquemment des cellules muqueuses dont la sécrétion peut lubrifier les tissus lors des mouvements de dévagination de la trompe, permettre une adhésivité aux proies chez les Errantes prédatrices, ou un enrobage du sable chez les Sédentaires fouisseuses.

- Les mâchoires existent souvent chez les Errantes mais sont rarement liées à l'existence de glandes à venin. En dehors des Glycères, le seul cas susceptible d'être envisagé actuellement est celui de certains Syllidae (*Syllis aurantiaca*, *Pionosyllis*) où Malaquin (1893) signale la présence d'une seule dent impaire pharyngienne en relation par un canal avec une glande supposée venimeuse.

- Chez *Eulalia* et *Glycera*, une partie des sucs digestifs est issue des masses prépharyngiennes et des languettes de la trompe, homologues par leur position anatomique et leur structure histologique des glandes dites « salivaires », plus individualisées, des Syllidiens. Ces sécrétions, de même que celle de l'épithélium pharyngien, sont de type protéolytique trypsique. Bien que des enzymes digestives (amylasique, lipasique, protéolytique) aient été mises en évidence biochimiquement chez les Amphinomidae (Marsden, 1963), le mode d'identification des cellules sécrétrices et le mode d'émission de l'enzyme protéolytique à travers la cuticule pharyngienne demeureraient inconnus jusqu'ici.

Le rôle joué par la trompe des Polychètes, en particulier des Errantes, dans la digestion, ne se limite donc pas forcément à la prise de nourriture, au broyage et au transfert des aliments vers l'intestin, siège principal de la digestion. L'existence d'enzymes digestives dans les pharynx d'*E. viridis*, de *Gl. convoluta* et de certains Amphinomidae et leur participation à une prédigestion locale ne sont sans doute pas des phénomènes isolés au sein des Annélides Polychètes. Il est vraisemblable que, sans faire de généralisation excessive, de telles enzymes sont présentes chez d'autres espèces possédant des formations glandulaires pharyngiennes.

Summary

A double physiological part of the proboscis (sensorial and digestive) in the food-catching has been studied with regard to diet on four Polychaetous Annelids, three Errantia: *Eulalia viridis*, *Phyllodoce mucosa* and *Glycera convoluta* and a Sedentary: *Notomastus latericeus*.

The sensorial part (chemotactism?) is connected to the presence of neuro-sensorial bipolar cells of the sheath and the mouth of the proboscis.

The digestive part, experimentally proved out for the pharynx and the pre-pharyngeal masses of *E. viridis*, is due to serous glandular cells which secrete a trypsin; cells of the same type are found in the pharynx of *Ph. mucosa* and in the tongue-shaped appendices and pharynx of *Gl. convoluta*.

The annexed glands to the jaws of the proboscis of *Gl. convoluta* produce a secretion which showed to be experimentally toxic for Crustaceans (presence of serotonin and proteolytic enzymes) and comparable to the secretion of salivary glands of Cephalopodes.

Histologic and nervous studies made it possible to establish the homology of the "introvert" of the proboscis of *N. latericeus* and the proboscidial sheath of Errantia.

Zusammenfassung

Physiologische Rolle des Rüssels von vier Polychaeten (Annelidae) der Gattungen : *Eulalia*, *Phyllodoce*, *Glycera* und *Notomastus*.

Bei vier Polychäten (Annelidae) : drei nomadischen, *Eulalia viridis*, *Phyllodoce mucosa* und *Glycera convoluta*, und einer sesshaften Art, *Notomastus latericeus*, wurde eine doppelte physiologische Rolle des Rüssels (sensoriell und in der Verdauung) im Zusammenhang mit der Ernährungsart studiert.

Die sensorielle Rolle (Chimiotaxie ?) ist an das Vorhandensein bipolarer neurosensorieller Zellen in den Papillen der Scheide der Mündung des devagierten Rüssels gebunden.

Die Rolle in der Verdauung, die experimentell bei *E. viridis* für den Pharynx und die Präpharynxmassen nachgewiesen wurde, ist den serösen Drüsenzellen zuzuschreiben, die ein Trypsin absondern ; Zellen der gleichen Art existieren im Pharynx von *Ph. mucosa* und in den Züngeln und im Pharynx von *Gl. convoluta*.

Die Anhangsdrüsen der Kiefer der Mündung des Rüssels von *Gl. convoluta* produzieren eine Sekretion, die sich im Experiment als toxisch erwies für Krebstiere (Vorhandensein von Serotonin und von proteolytischen Fermenten) und die der Sekretion der Speicheldrüsen der Cephalopoden vergleichbar ist.

Das histologische Studium und das Studium des Nervensystems haben gestattet, die Homologie des "Introvert" des Rüssels von *N. latericeus* und der Scheide des Rüssels der nomadischen Arten nachzuweisen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ADAMS, C.W.M. et TUQUAN, N.A., 1961. — The histochemical demonstration of protease by a gelatin-silver film substrate. *J. Histochem. Cytochem.*, 9, pp. 469-472.
- AIYAR, R.G. et ALIKUNHI, K.H., 1940. — On a pisionid from the sandy beach, Madras. *Rec. Ind. Mus.*, 42, pp. 89-107.
- BACQ, Z.M., FISCHER, P. et GHIRETTI, F., 1951. — Action de la 5-hydroxytryptamine chez les Céphalopodes. *Arch. Intern. Physiol. Biol.*, 59, pp. 165-171.
- BERNERT, J., 1926. — Untersuchungen über das zentralnervensystem der *Hermione hystrix*. *Z. Morph. Ökol. Thiere*, 6, pp. 743-810.
- BIANCANI, L. et BAFFONI, G.M., 1965. — Osservazioni morfologiche sull'apparato digerente in un Polichete errante. *Accad. Naz. d. Lincei*, 3, pp. 428-432.
- BRAND, TH. E., 1927. — Stoffbestand und Ernährung einiger Polychäten und anderer marinen Würmer. *Z. vergl. Physiol.*, 5, pp. 643-698.
- BRASIL, L., 1904. — Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annélides Polychètes. L'épithélium intestinal de la Pectinaire. *Arch. Zool. exp. gén.*, 4, 2, pp. 91-255.
- BULLOCK, T.H. et HORRIDGE, G.A., 1965. — Structure and function in the nervous systems of Invertebrates. Freeman and Co, San Francisco and London.
- CARO, L.G., 1961. — Electron microscopic radioautography of their sections : the Golgi zone as a site of protein concentration in pancreatic acinae cells. *J. biophys. biochem. Cytol.*, 10, pp. 37-47.
- CLAUS, C., 1875. — Zur Kenntnis der Organisation und des feinen Baues des Daphniiden und verwandtes Cladoceren. *Z. Wiss. Zool.*, 27, pp. 363-402.
- COOKE, I.M., 1966. — The sites of action of pericardial organ extract and 5-Hydroxytryptamine in the decapod crustacean Heart. *Am. Zool.*, 6, pp. 107-121.
- COPELAND, M. et WIEMAN, H.L., 1924. — The chemical sense and feeding behaviour of *Nereis virens* Sars. *Biol. Bull.*, 47, pp. 231-238.
- DALES, R.P., 1955. — The evolution of the pelagic alciopid and phyllodocid polychaetes. *Proc. Zool. Soc. London*, 125, pp. 411-420.
- DALES, R.P., 1962. — The polychaete stomodeum and the interrelationships of the families of Polychaeta. *Proc. Zool. Soc. London*, 139, pp. 389-428.
- DESIÈRE, M. et JEUNIAUX, CH., 1968. — Observations préliminaires sur la constitution chimique des pièces mandibulaires de quelques Annélides Polychètes. *An. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 98, pp. 43-48.
- EHLERS, E., 1864-68. — Die Borstenwürmer (Annelida Chaetopoda) nach systematischen und anatomischen Untersuchungen dargestellt. Wilhelm Engelmann, Leipzig.

- EISIG, H., 1887. — Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 16, Capitelliden, Berlin, R. Friedländer.
- EISIG, H., 1898. — Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. *Mitt Zool. Stat. Neapel*, 13, pp. 1-292.
- ERSPAMER, Y. et ASERO, B., 1953. — Isolation of enteramine from extracts of posterior salivary glands of *Octopus vulgaris* and of *Discoglossus pictus* skin. *J. Biol. Chem.*, 200, pp. 311-318.
- ERSPAMER, Y. et GHIRETTI, F., 1951. — The action of enteramine on the heart of molluscs. *J. Physiol.*, 115, pp. 470-481.
- FORDHAM, M.G.C., 1926. — *Aphrodite aculeata*. *Proc. Liverpool Biol. Soc.*, 40, pp. 121-216.
- GHIRETTI, F., 1959. — Cephalotoxin : the crab-paralysing agent of the posterior salivary glands of cephalopods. *Nature*, 183, pp. 1192-1193.
- GHIRETTI, F., 1960. — Toxicity of *Octopus* saliva against crustacea. *Ann. N.-Y. Acad. Sc.*, 90, pp. 726-741.
- GRASSÉ, P.P., 1959. — *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*. 5. Masson Ed., Paris.
- GRAVIER, CH., 1896. — Recherches sur les Phyllodociens. Thèse Paris, Daniel Ed., Lille.
- GRAVIER, CH., 1898 a. — Contribution à l'étude de la trompe des Glycériens. *Bull. Sc. France-Belgique*, 31, pp. 421-448.
- GRAVIER, CH., 1898 b. — Sur le système nerveux proboscien des Glycériens. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 126, pp. 1817-1820.
- HALSTEAD, B.W., 1965. — Poisonous and venomous marine animals of the world. U.S. Government Print. Off., Washington
- HARTMANN, O., 1950. — Goniadidae, Glyceridae, Nephthyidae. *Rept. Allan Hancock Pacific Expeditions*, 15, pp. 1-181.
- HASWELL, W.A., 1921. — The proboscis of the Syllidae, Part I, Structure. *Quart. J. Micr. Sc. London*, 15, pp. 323-337.
- HENRY, L.M., 1947. — The nervous system and the segmentation of the head in the Annulata. Section III. Polychaeta. *Microentomology*, 57, pp. 83-110.
- HÉROUARD, E., 1905. — La circulation chez les Daphnies. *Mem. Soc. Biol.*, 18, pp. 214-232.
- HOBSON, K.D., 1967. — The feeding and ecology of two North Pacific *Arenicola* species (Arenicolidae, Polychaeta). *Biol. Bull.*, 133, pp. 343-354.
- HUBENDICK, B., 1952. — The morphology of the proboscis of the polychaete *Glycinde nordmanni* (Malmgren) with comparative remarks. *Arkiv. för Zool.*, sér. 3, 3, pp. 283-288.
- JEENER, R., 1932. — Evolution morphologique et fonctionnelle du stomodeum des Polychètes. *Inst. Zool. Torley Rousseau, Bruxelles*, 4, pp. 5-30.
- KERMACK, D.M., 1955. — The anatomy and physiology of the gut of the polychaete *Arenicola marina* (L.). *Proc. Zool. Soc. London*, 125, pp. 347-381.
- KHLEBOVICH, U.V., 1959. — Un nouveau cas de rapacité chez les Polychètes. *Priroda*, 9, pp. 118 (en russe).
- KLAWE, W.L. et DICKIE, L.M., 1957. — Biology of the bloodworm, *Glycera dibranchiata* Ehlers and its relation to the bloodworm fishery of the maritime Provinces. *Bull. Fish. Res. Board of Canada*, 115, pp. 1-36.
- LÉVY, R., 1927 a. — Mode de préparation de la Daphnie permettant de faire battre son cœur en milieu artificiel. *C.R. Soc. Biol.*, 97, pp. 1600-1602.
- LÉVY, R., 1927 b. — Sensibilité aux actions chimiques du cœur de la Daphnie préparée, battant en milieu artificiel. *C.R. Soc. Biol.*, 97, pp. 1602-1605.
- LISON, L., 1960. — Histochimie et cytochimie animales. Principes et méthodes. Gauthier-Villars éd. Paris.
- MALAQUIN, A., 1893. — Recherches sur les Syllidiens. *Mém. Soc. Sc. et Arts, Lille*, sér. 4, 18, pp. 1-455.
- MANARANCHE, R., 1966. — Anatomie du ganglion cérébroïde de *Glycera convoluta* Keferstein (Annélide Polychète) avec quelques remarques sur certains organes prostomiaux. *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 259-280.
- MARE, M.F., 1942. — A study of a marine benthic community with special reference to the micro-organisms. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 25, pp. 517-554.
- MARSDEN, J.R., 1963 a. — A preliminary report on digestive enzymes of *Hermodice carunculata*. *Can. J. Zool.*, 41, pp. 159-164.
- MARSDEN, J.R., 1963 b. — The digestive tract of *Hermodice carunculata* (Pallas) Polychaeta : Amphinomidæ. *Can. J. Zool.*, 41, pp. 165-184.
- MEADOWS, P.S. et ANDERSON, J.G., 1968. — Micro-organisms attached to marine sand grains. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 48, pp. 161-175.

- MICHEL, c., 1964. — Histologie, histochimie et innervation de la trompe d'*Eulalia viridis* (Müller) (Polychètes errantes, Phyllodocidae). *Bull. Lab. Dinard*, 49-50, pp. 62-95.
- MICHEL, c., 1965. — Cytologie et histochimie des glandes prépharyngiennes et du pharynx d'*Eulalia viridis* (Müller) (Phyllodocidae). *Bull. Soc. Zool. France*, 90, pp. 57-66.
- MICHEL, c., 1966 a. — Comparaison du pharynx et des masses prépharyngiennes d'*Eulalia viridis* (Müller) et de *Phyllodoce mucosa* (Oersted) (Polychètes Errantes, Phyllodocidae). *Arch. Zool. exp. gén.*, 107, pp. 349-356.
- MICHEL, c., 1966 b. — Sur la présence de cellules nerveuses multipolaires dans la gaine de la trompe d'*Eulalia viridis* (Müller) (Phyllodocidae). *Bull. Soc. Zool. France*, 91, pp. 149-153.
- MICHEL, c., 1966 c. — Mâchoires et glandes annexes de *Glycera convoluta* (Keferstein), Annélide Polychète Glyceridae. *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 367-373.
- MICHEL, c., 1967 a. — Muscles rétracteurs et glandes œsophagiennes de la trompe de *Notomastus latericeus* (Sars) (Capitellidae, Annélide Polychète Sédentaire). *Bull. Soc. Zool. France*, 92, pp. 135-141.
- MICHEL, c., 1967 b. — Système nerveux de la trompe de *Notomastus latericeus* (Sars) (Annélide Polychète Sédentaire, Capitellidae). *Cah. Biol. Mar.*, 8, pp. 349-358.
- MICHEL, c., 1968 a. — Enzymes digestives de la trompe d'*Eulalia viridis* (Müller) (Phyllodocidae) et de *Glycera convoluta* (Keferstein) (Glyceridae), Annélides Polychètes Errantes. *Ann. Histochim.*, 13, pp. 123-134.
- MICHEL, c., 1968 b. — Compléments sur l'innervation de la trompe d'*Eulalia viridis* (Müller) (Annélide Polychète Errante, Phyllodocidae). *Bull. Soc. Zool. France*, 93, pp. 367-374.
- MICHEL, c., 1969 a. — Enzymes digestives intestinales d'*Eulalia viridis* (Müller) (Phyllodocidae) et de *Glycera convoluta* (Keferstein) (Glyceridae) (Annélides Polychètes Errantes). *Ann. Histochim.*, 14, pp. 67-78.
- MICHEL, c., 1969 b. — Ultrastructure et histochimie de la cuticule pharyngienne chez *Eulalia viridis* Müller (Annélide Polychète Errante, Phyllodocidae). Etude de ses rapports avec l'épithélium sous-jacent dans le cycle digestif. *Z. Zellforsch. Mikr. Anat.*, 98, pp. 54-73.
- MICHEL, c., 1969 c. — Comparaison des masses prépharyngiennes de la trompe d'*Eulalia viridis* (Müller) (Phyllodocidae) et des languettes de la trompe de *Glycera convoluta* (Keferstein) (Glyceridae). Annélides Polychètes Errantes. *Bull. Soc. Zool. France*, 94, pp. 331-340.
- MICHEL, c., 1970. — Caractérisation des enzymes protéolytiques sécrétées par les cellules glandulaires intestinales chez deux Annélides Polychètes Errantes. *Ann. Histochim.* (sous presse).
- RAW, F., 1949. — Some stages on the evolution of the nervous system and the foregut of the Polychaet. *Smith Miscel. Coll.*, 3, pp. 1-35.
- RETIÈRE, ch., 1967. — Place du Spionidae *Nerine cirratulus* (Delle Chiaje) dans les sables médio-littoraux de la plage de Lancieux (Côtes-du-Nord). Interactions alimentaires des différentes espèces du groupement annélien. *Bull. Soc. Sc. Bretagne*, 42, pp. 39-48.
- RETIÈRE, ch., 1968 a. — Contribution à l'étude écologique de la macrofaune annélienne de la plage de Lancieux (Côtes-du-Nord). *Bull. Lab. Dinard*, n.s., 1, pp. 5-63.
- RETIÈRE, ch., 1968 b. — Contribution à l'étude faunistique et écologique des Annélides Polychètes de la région de Dinard, faciès rocheux de la zone intertidale. *Bull. Lab. Dinard*, n.s., 1, pp. 99-108.
- RETZIUS, G., 1902. — Weiteres zur Kenntnis der Sinneszellen des Evertebraten. I. Fortgesetzte Untersuchungen über die Sinneszellen des Polychäten. *Biol. Unters.*, 10, pp. 25-39.
- RULLIER, L., 1950. — Etude morphologique et physiologique de l'organe nuchal chez les Annélides Polychètes Sédentaires. *Ann. Inst. Océan. Monaco*, 25, pp. 207-341.
- SCHMARDA, L.K., 1859-1861. — Neue wirbellose Tiere beobachtet und gesammelt auf eine Reise um die Erde. Leipzig.
- STOLTE, H.A., 1927. — Bewegungsformen und Reizbeantwortung bei *Glycera siphonostoma* Chiaje (Polychaeta). *Zool. Anz.*, suppl. 1-3, pp. 243-254.
- STOLTE, H.A., 1932. — Untersuchungen über Bau und Funktion des Sinnesorgane des Polichaeten Gattung *Glycera*. *Z. Wiss. Zool.*, 140, pp. 421-538.
- SUTTON, M.F., 1957. — The feeding mechanism, functional morphology and histology of the alimentary canal of *Terebella lapidaria* L. (Polychaeta). *Proc. Zool. Soc. London*, 129, pp. 457-523.

- VAN HEYNIGEN, H.E., 1964. — Secretion of protein by the acinar cells of the rat pancreas, as studied by electron microscopic radio-autography. *Anat. Rec.*, 148, pp. 485-497.
- VOVELLE, J., 1965. — Le tube de *Sabellaria alveolata* (L.). *Arch. Zool. exp. gén.*, 106, pp. 1-180.
- WALLENGREN, H., 1901. — Zur Kenntnis des peripheren Nervensystems der proboscis bei den Polychaeten. *Jen. Z. Naturwis.*, 36, pp. 165-180.
- WATERMAN, T.H., 1961. — The physiology of Crustacea. Academic Press, New York and London.
- WELLS, G.P., 1937. — The movements of the proboscis in *Glycera dibranchiata* Ehlers. *J. Biol.*, 14, pp. 290-301.
- WELLS, G.P., 1950. — The anatomy of the body wall and appendages in *Arenicola maritima* L., *Arenicola clapedii* Levinsen and *Arenicola ecaudata* Johnston. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 29, pp. 1-44.
- WESTHEIDE, W., 1967. — Monographie der Gattungen *Hesionides* Friedrich und *Microphthalmus* Meczников (Polychaeta, Hesionidae). *Z. Morph. Tiere*, 61, pp. 1-159.
- WHITEAR, M., 1953. — The stomatogastric nervous system of *Arenicola*. *Quart. J. Micr. Sc.*, 94, pp. 293-302.
- WILSON, D.P., 1933. — The larval stages of *Notomastus latericeus* Sars. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 18, pp. 511-518.
- YONGE, C.M., 1954. — Food of Invertebrates. *Tab. Biol.*, 11, pp. 25-45.

